

УДК 576.895.122; 595.122; 591.477

МЕХАНИЗМ ПРИКРЕПЛЕНИЯ DACTYLOGYRUS EXTENSUS И D. ACHMEROWI (MONOGENOIDEA) К ЖАБРАМ ХОЗЯИНА

П. И. Герасев

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Рассматриваются мышечная система моногеней, связанная с срединными крючьями и соединительной пластинкой, а также мышцы, подходящие к краевым крючьям. Описываются механизм действия прикрепительного диска и прикрепление моногеней к жабрам. Приводятся данные о прикреплении постларвы *Dactylogyrus extensus* и высказывается предположение о сущности «связки» шестого крючка.

Прикрепительный диск двух видов дактилогирисов исследовался при всех увеличениях микроскопа, из которых максимальное 100×20 , у живых червей при разной степени их расплюснутости. Паразитам, также под микроскопом, для прикрепления предлагались кусочки жаберной ткани. Некоторые данные получены на тотальных препаратах (глицерин-желатиновых и аммонийно-пикратных), а для *D. extensus* и на срезах. Наиболее отчетливо мышечная система диска видна у максимально раздавленных червей. Паразиты были сняты с карпов, полученных в течение осени — зимы 1975 г. на живорыбной базе Ленинграда.

Прикрепление *Dactylogyrus extensus*

Соединительная пластинка прилегает к вогнутой стороне срединных крючьев, зацепляясь за особый бугорок (рис. 1). Она связана с внутренним краем вентральных отростков мышечными пучками (1-я пара мышц). Последние проходят между срединных крючьев. Соединительная пластинка является осью вращения срединных крючьев. Она относительно жестко закреплена в толще диска парой мышц, отходящих от ее концов и крепящихся на боковых сторонах диска к тегументу (2-я пара мышц). Срединные крючья расположены параллельно и их внутренние и наружные отростки соединены мышцами. Оба эти мышечных пучка связывают вентральные края отростков (мышцы 3-я и 4-я). От дорсального края внутреннего отростка отходят две пары мышц. Первые из них направляются между крючьями назад и крепятся к тегументу (5-я пара мышц). Другие же мышечные пучки (6-я пара мышц) — наиболее мощные из всех, встречаемых в прикрепительном диске. Это два огромных конуса, отходящих под углом к продольной оси тела и проникающих друг в друга на близком расстоянии от крючьев. Они крепятся к тегументу. Поперек 6-й пары мышц по большой дуге проходит 7-я мышца, она также крепится к тегументу. В своих наиболее удаленных от прикрепительного диска местах 7-я мышца не отличима по направлению от 6-х мышц, но в месте слияния последних она выражена отчетливо.

Уже давно известно о наличии каких-то «жгутов», «связок» и т. п. у срединных крючьев (wings — иностранных авторов). По нашим дан-

ным, это два тонких гомогенных «волоска», которые обладают одним корнем, расположенным в ямковидном углублении на вентральной стороне крючьев (рис. II). Эти образования лежат параллельно и независимо друг от друга. К ним крепится 8-я пара мышц.

При втягивании срединных крючьев в прикрепительный диск эти «волоски» плотно прилегают к крючьям. Другим своим концом они крепятся не к крючку, а образуют кольцо (окно), через которое срединный крючок выдвигается. По-видимому, после вонзания срединных крючьев мышечные пучки с 1-го по 7-й расслабляются, и начинают работать мышцы, крепящиеся к данной структуре (8-е мышцы), удерживая крючья в нужном положении. Вероятно, правильнее всего рассматривать эти «волоски» как связки срединных крючьев.

Работа срединных крючьев состоит из 4 фаз: подготовительной, фазы вонзания, выдергивания и фазы покоя. Последняя представлена на рис. I. Крючья высовываются из диска незначительно. Подготовительная фаза заключается в том, что срединные крючья сильно выдвигаются из диска вниз, слегка отводятся в вентральном направлении и острия их соединяются. В этой фазе, по-видимому, сокращаются мышцы 1, 5, 3, а расслабляются 2, 4, 6, 7. Вторая и основная фаза состоит в том, что крючья быстрым легким ударом продвигаются вперед. При этом острия расходятся, но не с самого начала, а по мере заворачивания крючьев на спинную сторону. Затем наружные отростки тесно сближаются, и крючья начинают выворачиваться таким образом, что осью вращения становятся вентральные отростки. Когда угол между внутренними плоскостями крючьев превысит 90° , а угол между вентральными гранями будет приближаться к прямому — вонзание прекращается. Нужно отметить, что процесс этот очень быстрый и продолжается примерно одну секунду. Сокращаются следующие мышцы: 1, 6, 4, 5, 7. В течение всей фазы вонзания работает вторая мышца. Основным моментом в фазе вонзания является разворачивание крючьев вокруг вентральных отростков. После сокращения мышцы 4 при максимальном сближении этих отростков начинает сокращаться 7-я мышца, что и приводит к выворачиванию крючьев. Фаза выдергивания происходит при сокращении мышц 3, 2. Возвращение срединных крючьев в фазу покоя протекает медленней предыдущей фазы: после резкого рывка следует плавное, замедляющееся перемещение крючьев.

Краевые крючья обладают своей системой пучков, причем она не связана не только с мышечной системой срединных крючьев и соединительной пластинкой, но и с мышцами других краевых крючьев. Мышцы краевых крючьев (рис. III) представлены двумя группами. К концу рукоятки крючка крепятся две мышцы. Первая состоит из одного мышечного пучка, который прикрепляется к самому кончику рукоятки. На последней в месте прикрепления развивается бугорок. Вторая мышца — это два пучка, отходящие от конца рукоятки в плоскости, перпендикулярной плоскости острия крючка. Они крепятся к тегументу около острия. К передней трети серповидного острия подходит ложкообразная связка, лежащая на наружной стороне крючка (*domus* — иностранных авторов). Мышц, подходящих к ней, наблюдать не удалось. Возможно, что связки краевых крючьев выполняют ту же функцию, что и связки срединных: удерживание крючка в вонзенном положении. Однако прикрепление их к крючку совершенно иное. К пятке острия подходит нежное мышечное волокно, которое иногда прослеживается у живых червей.

Краевые крючья могут совершать разнообразные движения, которые подразделимы на два типа. Крючья обладают способностью «выдвигаться» из прикрепительного диска на значительное расстояние, так же как и втягиваться обратно в диск. Они могут совершать движения в плоскости острия. Конец рукоятки крючка при этом является осью вращения. При всех движениях краевого крючка смотрит из диска только самый кончик острия, который может быть слегка источен (рис. IV). Ткани диска при максимальном выдвигении крючка тонким чехлом покрывают его.

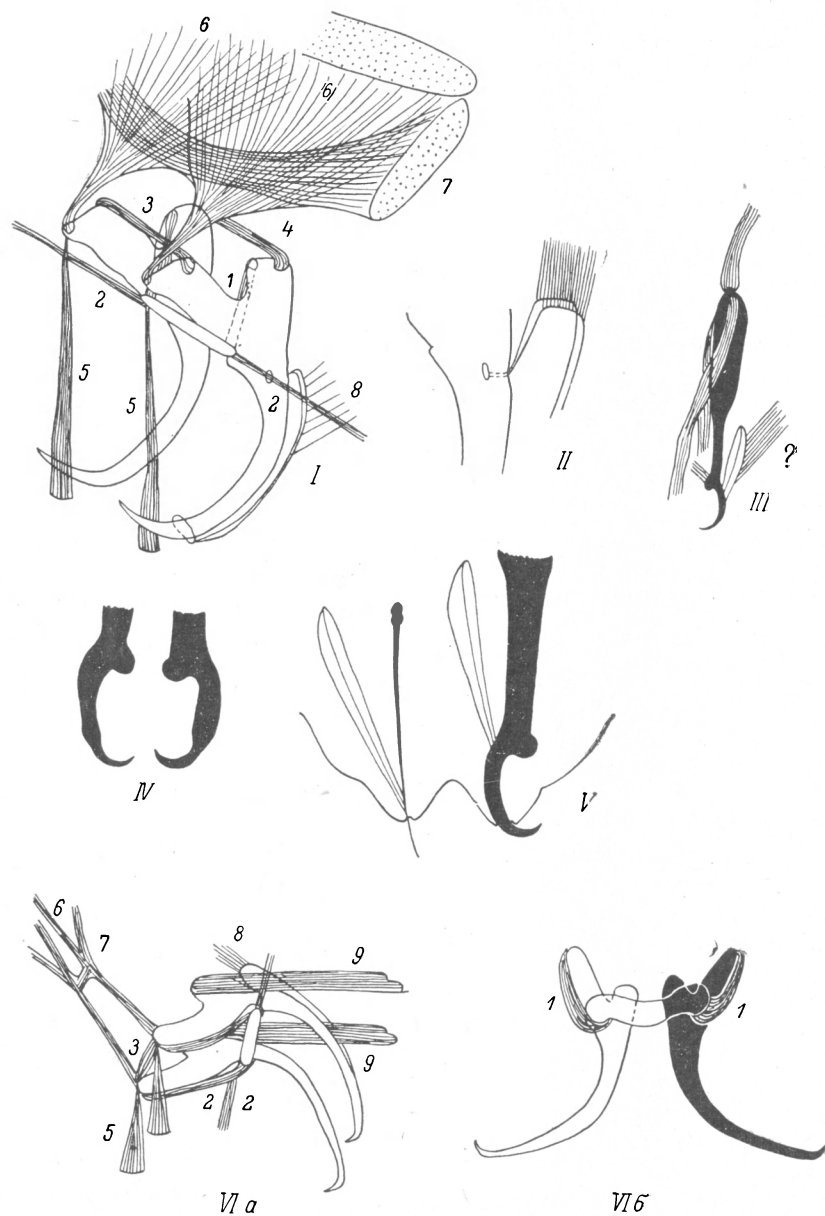


Рис. I—VI.

I — схема взаимоотношений срединных крючьев, соединительной пластинки и мышц у *Dactylogyrus extensus*; II — часть срединного крючка; III — мышечная система краевого крючка; IV — острие крайних крючьев; V — взаимоотношения шестого краевого крючка и рудимента восьмого; VI — схема взаимоотношений срединных крючьев, соединительной пластинки и мышц у *Dactylogyrus achmerowi* (a — общий вид, б — деталь).

Крючья распределены в диске взрослых червей обычным образом: острия срединных крючьев направлены на спинную сторону; на вентральную смотрят две пары краевых крючьев (6-я и 7-я по Kulwies, 1927), причем 6-я пара вентро-каудально. Дорсо-латерально лежат 4-я и 5-я пары, а вентро-латерально 1, 2 и 3-я пары краевых крючьев (Gussev, 1966).

У осевшей личинки в работе прикрепительного диска участвуют только недоразвитые краевые крючья. Механизм действия диска очень напоминает работу его у рода *Gyrodactylus*. Весь диск представляет собой «присоску» с пятью парами краевых крючьев по краю, которые, так же как 6-я и 7-я пары, направлены на брюшную сторону.

В работе диска половозрелой особи отчетливо прослеживаются определенные этапы. Первый из них заключается во внедрении срединных крючьев в жаберные лепестки. Наиболее полно работа диска проявляется в том случае, когда червь начинает втыкать срединные крючья на границе двух лепестков второго порядка. Пара срединных крючьев втыкается в одну из респираторных складок, и весь диск немного втягивается между лепестками. После этого краевые крючья 1, 2 и 3-й пары (это видно отчетливо), а также, вероятно, и крючья 6-й и 7-й пары (работу 4-й и 5-й пары увидеть не удалось) выдвигаются из диска назад на максимально возможное расстояние. Затем они поворачиваются вокруг своего проксимального конца в сторону переднего конца тела и втыкаются в соседнюю респираторную складку. Во время движения краевых крючьев диск значительно погружается между лепестками, а краевые крючья при этом становятся под прямым углом к продольной оси тела. После подтягивания диска вглубь срединные крючья выдергиваются и затем опять вонзаются, но уже ниже.

Если паразиту предложить кусочки другой ткани, то при нахождении ее он совершает типичные движения, но из-за отсутствия щели для погружения, слабости срединных крючьев или рыхлости ткани типичного прикрепления не происходит. Червь не закрепляется, а продолжает «рыть яму» краевыми крючьями и втыкать в одно и то же место срединные.

Рядом с 6-й парой краевых крючьев лежат два маленьких игловидных образования (рис. V). Исследование живого материала показывает своеобразные отношения между 6-й парой крючьев и этими структурами. Они всегда лежат с внешней стороны крючка, обычно в плоскости острия. И острие, и самый конец данного образования высовываются из прикрепительного диска в центре маленьких сосочков, которые в свою очередь сидят на общем бугорке (как и каждый краевой крючок). Морфологически это образование представляет собою булавковидную структуру, на которой парусом лежит ложкообразная связка. Вероятно, эти образования у исследованных видов можно считать рудиментами 8-й пары краевых крючьев. Во-первых, это связано со схожестью структуры с эмбриональными крючьями (отсутствует только серповидное острие) и, во-вторых, самое главное — это ложкообразная связка. Последняя идентична таковой краевого крючка. Каким-то образом рудимент связан с шестым краевым крючком, так как они перемещаются синхронно. В отличие от других крючьев 6-я пара наиболее подвижна. Даже при неподвижности всего прикрепительного диска крючья 6-й пары сохраняют активность. Они совершают поисковые движения. По-видимому, рудимент 8-й пары краевых крючьев принимает на себя сенсорную функцию прикрепительного диска.

Нахождение в солонке кусочков жабр для прикрепления осуществляется как за счет переднего конца тела, так и за счет заднего. При зацеплении прикрепительного диска за жаберный лепесток в большинстве случаев происходит ощупывание жабр 6-й парой крючьев. Затем следуют закрепление диска краевыми крючками и приклеивание переднего конца с помощью секрета. После этого диск погружается между жаберными лепестками. Если же передний конец тела натывается на жаберные лепестки, то все равно при подтягивании прикрепительного диска происходит ощупывание материала 6-й парой крючьев.

Прикрепление *Dactylogyrus achmerowi*

Общее количество хитиноидных структур прикрепительного диска у *D. achmerowi* полностью соответствует количеству элементов у *D. extensus*. Срединные крючья *D. achmerowi* обладают в отличие от *D. extensus* более распрявленным острием с загнутым концом. Наиболее характерным отличием является положение крючьев в фазе покоя (рис. VI, а). У *D. achmerowi* они смотрят острием назад. Связь между соединительной пластинкой и срединными крючьями осуществляется мышцей, которая одним концом присоединяется к нижней стороне пластинки, а другим к дорсальному отростку (рис. VI, б). Вторыми мышцами соединительная пластинка укрепляется в толще прикрепительного диска. Внутренние отростки связаны 3-й мышцей. Мышц, связывающих вентральные отростки, не обнаружено. 5-е мышцы связывают дорсальные отростки с тегументом. Комплекс 6-х и 7-х мышц крепится также к этим отросткам. К связкам срединных крючьев подходят 8-е мышцы. От каждого вентрального отростка отходит по паре мощных мышечных пучков к вентральной поверхности диска. Их концы, крепящиеся к тегументу, вероятно, тесно сближены или даже сливаются. Это 9-е мышцы.

В работе срединных крючьев у этого вида наблюдается определенная последовательность действия, также состоящего из четырех фаз. В подготовительной фазе крючья слегка отводятся назад, сближаясь концами. При этом основными сокращающимися мышцами являются мышцы 5-й (оттягивание назад) и 1-й (сведение кончиков крючьев) пар. Фаза вонзания может быть подразделена на две подфазы. Первая — это, вероятно, очень сильный удар. Сокращаются, по-видимому, мышцы 6-й пары. Вторая подфаза — собственно вонзание с разворотом крючьев. Сокращаются, по-видимому, мышцы 9 и 7.

Краевые крючья, очевидно, снабжены таким же количеством мышечных пучков, как и у *D. extensus*, так как движение их у обоих видов ничем принципиальным не отличается.

Крючья распределены в диске обычным образом. Погружение диска между жаберных лепестков второго порядка установить не удалось.

Перед закореванием срединными крючьями происходит предварительное закрепление пятью парами краевых крючьев, которые равномерно распределяются по периферии диска.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученный материал несколько отличается от литературных данных по рассматриваемому вопросу, так как большая часть работ посвящена прикреплению четырехкрючковых моногеней. Это работы Быховского и Нагибиной (Быховский, Нагибина, 1968), Керна (Kern, 1966, 1971) и Левелина (Llewellyn, 1960). По прикреплению низших моногеней имеются две работы (Гусев, 1969; Gläser, 1965), основное значение которых заключается в указании на разнообразие прикрепления и выделение отдельных способов работы срединных крючьев внутри огромного рода *Dactylogyrus*. Вышеуказанные работы, содержащие данные о прикреплении четырехкрючковых моногеней, описывают червей, относящихся к двум отрядам и трем семействам. Основным принципиальным отличием от наших данных является наличие блочной системы мышц у четырехкрючковых моногеней. Разный уровень развития этого сложного аппарата (от одно- до трехблочного), вероятно, необходимо привлекать при филогенетических построениях. Но уже сейчас, по-видимому, ясно, что изучение мышечного аппарата прикрепительного диска моногеней может пролить свет не только на нахождение принципиальных направлений эволюции прикрепительного диска червей, но и (конечно, при координации с данными по морфологии, биологии, эволюции хозяев и т. д.) на филогенез семейств и отрядов паразитов. Наши данные, а также данные Гусева (1969) указывают на возможность такого анализа в роде *Dactylogyrus*, необходи-

мость которого назрела уже давно. Только при накоплении значительно большего материала можно говорить о группировках по способу прикрепления и выяснении филогенетических отношений между группами. На сегодняшний день можно только констатировать принципиально одинаковые моменты в прикреплении и количественно различную структуру мышечного аппарата прикрепительного диска у исследованных нами видов.

Отличительным моментом является отсутствие у *D. achmerowi* мышцы 4. Вместо нее появляются парные 9-е мышцы, которые не только служат заместителями 6-й и 7-й мышцы, но и полностью берут на себя функцию 4-й мышцы. Своеобразное развитие вторых мышц связано, по-видимому, с относительно большей длиной крючьев и необходимо для сведения крючьев перед ударом.

Интересная гипотеза Колмана (Kollmann, 1970) о приготовлении краевыми крючками «пищевого пюре» из жаберной ткани нами не подтверждена. Мы склонны расценивать разрыхление червями предложенной в эксперименте ткани как артефакт.

Морфологическое образование, известное в прикрепительном диске под наименованием связки шестого крючка (Гусев, 1955, 1966), или краевого крючка 4А (Mizelle, Price, 1963), или рудимента срединного крючка (Price, 1967) и исследованное нами у двух видов рода *Dactylogyrus* на живом материале, скорее всего является рудиментом 8-й пары крючьев. На это указывают сходство этой структуры с эмбриональным крючком, наличие ложкообразной связки, типичной для краевых крючьев, а также закладка ее одновременно с краевыми крючьями (срединные закладываются позже) и расположение снаружи от серпа крючка (это не связка, подходящая к пятке). По-видимому, данное образование, связанное функционально с 6-й парой крючьев, расположенных наиболее каудально, выполняет сенсорную функцию прикрепительного диска. Это, очевидно, не единственная чувствительная система диска. Вероятно, в опознании места прикрепления сенсорные системы прикрепительного диска играют ведущую роль по отношению к системам переднего конца тела. Последние, вероятно, больше связаны с поиском пищи и партнера для спаривания.

Окончательное решение вопроса о природе и функциях этой структуры в роде *Dactylogyrus*, по мнению Гусева и нашему, может быть получено только при эмбриологических и электронно-микроскопических исследованиях.

Прикрепление постларвы *D. extensus* способом, гомологичным способу прикрепления в роде *Gyrodactylus*, говорит о том, что такой механизм прикрепления является исходным для моногеней с большим числом краевых крючьев.

Л и т е р а т у р а

- Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. 1968. Triacanthinella — новый род морских моногеней (Monogenoidea) с трехиглых спинорогов. Паразитол., 2 (2) : 148—158.
- Гусев А. В. 1955. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амура. Тр. ЗИН АН СССР, 19 : 172—398.
- (Гусев А. В.) Gussev A. V. 1966. Some new species of *Dactylogyrus* from the European freshwater fishes. Folia Parasitol. (Praha), 13 (4) : 298—321.
- Гусев А. В. 1969. История фауны и адаптации к прикреплению пресноводных моногеней Евразии и Северной Америки. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 24 : 106—127.
- Gläser H.—J. 1965. Zur Kenntnis der Gattung *Dactylogyrus* Diesing, 1950 (Monogenoidea). Ztschr. Parasitenk., 25 : 459—484.
- Kern G. C. 1966. The adhesive mechanism of the monogenean parasite *Tetraonchus monenteron* from the gills of the pike (*Esox lucius*). Parasitology, 56 : 505—510.
- Kern G. C. 1971. The attachment of the ancyrocephalid monogenean *Haliotrema balisticus* to the gills of the trigger fish, *Balistes capriscus* (=carolinensis). Parasitology, 63 : 157—162.
- Kollmann A. 1970. *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924 (Trematoda, Monogenoidea) als Krankheitserreger auf den Kiemen des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.). Z. Fischerei, NF, Bd 18 (1—2S) : 129—150.

- K u l w i e c Z. 1927. Untersuchungen an Arten des Genus *Dactylogyrus* Diesing. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres. Cl. Sc. Mathem. Nat., ser. B : 113—144.
- M i z e l l e J. D., P r i c e C. E. 1963. Additional haptor hooks in the genus *Dactylogyrus*. Journ. Parasitology, 49 (6) : 1028—1029.
- L l e w e l l y n J. 1960. Amphibdellid (Monogenean) parasites of electric rays (Torpedinidae). J. mar. biol. ass. U. K., 39 : 561—589.
- P r i c e Ch. E. 1967. Proposal of *Synleithrum*, a new genus of the american Monogenea. Tex. J. Sci., 19 (2) : 175—183.
-

THE MECHANISM OF ADHESION TO THE HOST'S GILLS
IN *DACTYLOGYRUS EXTENSUS* AND *D. ACHMEROWI* (MONOGENOIDEA)

P. I. Guerashev

S U M M A R Y

The mechanism of adhesion was studied in two species of the genus *Dactylogyrus*. The muscular system of the disc of both species is described. Data are given on the presence of rudiment of the 8th pair of hooks and on the possible function of this formation as well as the data on the adhesion of the postlarva of *D. extensus*.
